昆蟲刺探電位圖譜 (EPG)：刺吸式害蟲取食行爲鑑定新技術

Elaine A. Backus[1]、林柏安[2]、張宗仁[3,4]、石憲宗[2*]

[1] USDA Agricultural Research Service, San Joaquin Valley Agricultural Sciences Center, 9611 So. Riverbend Ave, Parlier, CA 93648 U.S.A.

[2] 行政院農業委員會農業試驗所應用動物組　413 臺中市霧峰區中正路 189 號

[3] Department of Plant Pathology, University of Georgia, Griffin Campus, Georgia, U.S.A.

[4] 國立中興大學植物病理學系　402 臺中市南區國光路 250 號

「本文之英文原始報告，已投稿至台灣農業研究期刊 (Journal of Taiwan Agricultural Research)，本文將其內容翻譯為中文，建議引用此報告的來源為：Backus, E. A., P. A. Lin, C. J. Chang, and H. T. Shih. 2016. Electropenetrography: A new diagnostic technology for study of feeding behavior of piercing-sucking insects. J. Taiwan Agric. Res. 65 (accepted: December 16, 2015)」

摘　　要

由於無法直接觀察半翅目昆蟲特化口針在植物組織的刺探與穿刺過程，致使研究此類昆蟲的取食行為、對植物損害以及傳播植物病原的相關研究，存在極大挑戰，及至 50 年前所發明昆蟲刺探電位圖譜 (electrical penetration graph, EPG) 監測儀，才克服這些研究上的障礙。如今 EPG 主要以三個方向發展半翅目害蟲整合管理 (IPM) 新策略，包括 (1) 對特定半翅目昆蟲之取食行為與造成植物傷害機制未明時，EPG 是可有效解決的工具；(2) 解決上述問題之後，EPG 可被應用於分析殺蟲劑或拒食劑對害蟲行為所造成的影響，並進一步評估其他化合物對於特定取食行為造成危害與傳病的原因；(3) EPG 能被應用於不同植物品系抗蟲程度的評估，包括基因改造表現生物殺蟲成分的作物。本回顧報告主要目的包括 (1) EPG 的原理以及歷史，特別針對第三代 AC-DC 儀器進行介紹；(2) 以蚜蟲為模式系統，作為瞭解那些波形可自 EPG 獲得；(3) EPG 可應用在臺灣農業的那些需求，特別是對於那些具有經濟重要性的蚜蟲。本文係首次提出三型 EPG 在蚜蟲研究概況的回顧研究報告。

關鍵詞：昆蟲刺探電位圖譜、半翅目、取食行為。

前　　言

由於無法直接觀察半翅目昆蟲其特化口針在植物組織的刺探與穿刺過程，致使研究此類昆蟲的取食行為，及其對植物所造成的損害與傳播植物病原之相關研究，存有極大挑戰。早期由於技術上的限制，學者們藉由觀察昆蟲遺留在植物組織的唾液鞘 (Leopold *et al.*,

*論文聯繫人
Corresponding email: htshih@tari.gov.tw

2003)、分析昆蟲分泌之液體（Dugravot *et al.*, 2008）、記錄植物病原經過媒介昆蟲的特定取食行為後之傳播情形（Purcell *et al.*, 1979; Almeida and Purcell, 2006）等，瞭解半翅目昆蟲之取食行為。直到 EPG 發明之後，半翅目昆蟲的取食行為研究才開始蓬勃發展。

如今 EPG 主要以三個方向發展半翅目害蟲整合管理（IPM）新策略，蟲媒病原媒介昆蟲即為其中一個重點。首先，對特定半翅目昆蟲之取食行為與造成植物傷害機制未明時，EPG 是可有效解決的工具；對該半翅目昆蟲之取食行為有相當研究基礎後，EPG 則能被應用於分析殺蟲劑或拒食劑對害蟲行為造成的影響，並進一步評估其他化合物對於特定取食行為造成危害與傳病的原因；EPG 能被應用於不同植物品系抗蟲程度的評估，其中包括基因改造表現生物殺蟲成分的作物。EPG 記錄經過快速的電腦分析之後能夠得到量化的行為資料，研究者因此能夠進行精準的評估，例如，量化比較抗蟲或無抗蟲作物品系之媒介昆蟲取食行為差異，以此推測傳病的可能性，並協助搜尋新的植物抗性機制。

本回顧報告主要目的包括 (1) EPG 的原理以及歷史，特別針對第三代 AC-DC EPG 儀器進行介紹，(2) 以蚜蟲作為研究模式，瞭解那些取食波形可自 EPG 獲得，(3) EPG 可應用在臺灣農業的那些需求，特別是對於那些具經濟重要性的蚜蟲。本文首度回顧三代 EPG 在蚜蟲的研究概況，同時我們也參考中文的 EPG 相關研究，未來也將陸續回顧與臺灣農業有關的葉蟬、飛蝨、木蝨、粉蝨等重要害蟲之 EPG 研究。本文部分內容來自第一作者刊印中的報告（Backus, *in press*），欲了解更多資訊則可參閱該篇報告。

昆蟲刺探電位圖譜儀之原理與發展史

一、基礎原理

如 Fig. 1a 中所示，以具有導電性的黏著劑將細金絲（直徑約 10~60 µm，依昆蟲體型決定金絲直徑）黏在昆蟲背部（稱為昆蟲電極），並與電流放大器（Head stage amplifier）相連，該放大器則與 EPG 監測儀本身相連，形成一個潛在的電流迴路，同時 EPG 監測儀另於植物端提供來源電流（Vs 是指通到植物土壤的電壓，Fig. 1）。當昆蟲口針刺探植物組織，電流隨口針、食道及唾液腔的液體通過蟲體傳回儀器本身，經過放大（amplification）及電子數位化（digitalization）後於電腦呈現。當輸入穩定電源經過植物昆蟲界面（plant-insect interface），會受到變動的生物電位（biopotential 或 biological voltage）與變動的電阻（electrical resistance）影響，而使原本的固定電壓，成為一種持續變動的模式，經由連續記錄一段時間內電壓的變動，最終成為 EPG 儀器中呈現的波形。

二、發展史及儀器設計

EPG 發展於 1950 年代末期至 1960 年代初期，並隨著電子工業快速發展，第一代 EPG 監測儀又稱為「交流電監測儀（AC monitor）」或是「AC 系統」，是由 McLean and Kinsey (1964) 基於無線電科技原理發明，所使用的技術相對較傳統，例如 1950 年代盛行的玻璃管電子放大器（glass-tube amplifiers），為 1960 年代固態晶體管（solid-state transistor）的前身，是以交流電為輸入電源，其電訊放大器 (amplifier) 之敏感度較低，使用 10^6 Ohms 的低值輸入電阻（Ri, input impedance）(McLean and Weigt, 1968)。此低值輸入電阻的交流電監測儀所記錄的訊號，主要是電流通

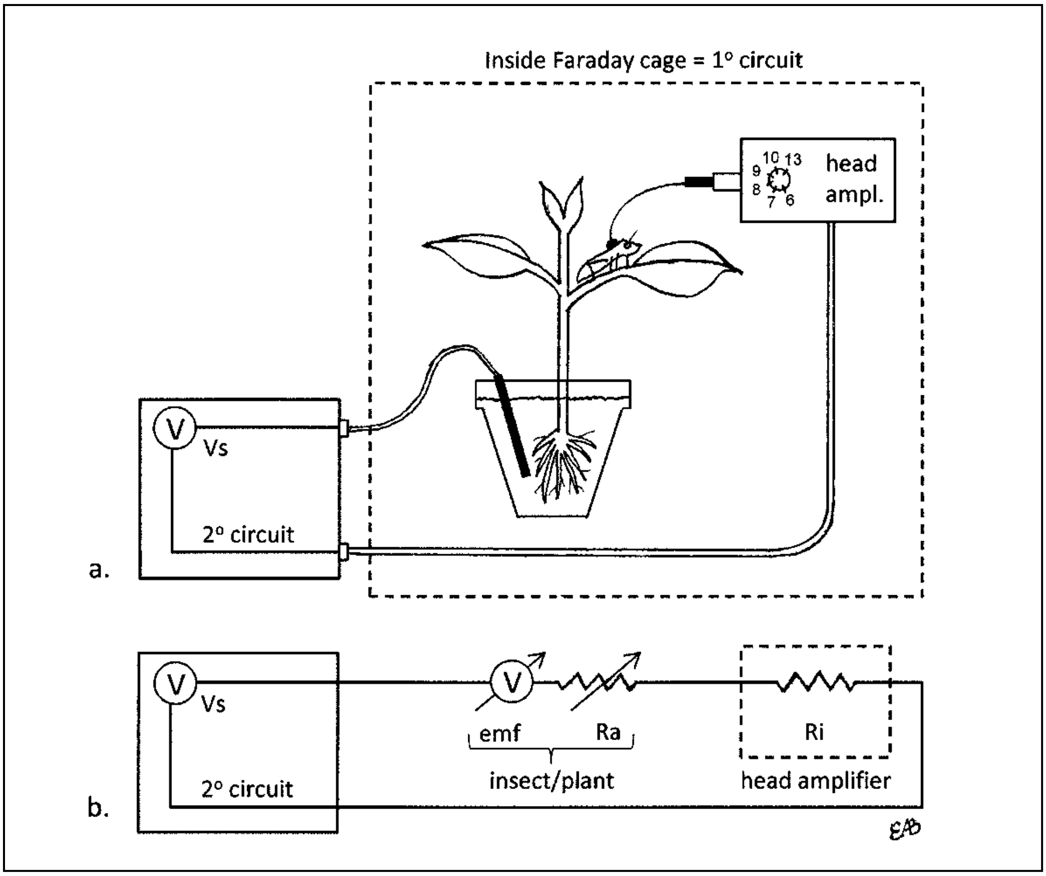

Fig. 1. Diagrammatic representation of the primary (1°) circuit of an EPG monitor. **a.** Realistic model of the plant and insect. **b.** Electronic block diagram of primary circuit, including variable biopotentials (emf) and variable resistance (Ra). Modified from an original drawing by G. P. Walker. 2° = secondary circuit (i.e., signal processing circuitry); head ampl. = head stage amplifier; emf = electromotive force (biopotential); Ra = insect (e.g., aphid) resistance; Ri = input impedance of the head amplifier; Vs = source voltage. (Derived from an original drawing by G. Walker, in Walker 2000.) Reprinted with permission of the American Phytopathological Society.)

過昆蟲口針中液體的電阻（即變動電阻（Ra, variable resistor) (Fig. 1b) (Walker, 2000)。因此第一代 EPG 監測儀適合記錄口針穿刺的始末、唾液分泌、唾液鞘形成（即目前所稱之昆蟲口針穿刺的路徑階段)、口針移動（例如口針的伸長或收縮）及口針與維管束組織的接觸（例如穿刺韌皮部或木質部）(Backus *et al.*, 2005)。其實第一代 EPG 監測儀已具備偵測生物電位的功能，但受限當時之輸出模式是採用緩速的帶狀圖記錄器（strip chart recorder) 及某些第一代 EPG 監測儀所使用的濾波器 (bandpass filter)，使得生物電位訊息波形無法有效呈現（Backus *et al.*, 2000; Tjallingii, 2000)。

至 1970 年代末期，電子科學因固態晶體管技術（過去稱為運算放大器，operational

amplifiers, 或是簡稱 op amp）的進步而有所革新，較先進的技術能以合理價格被納入 EPG 的發展中，並造就第二代 EPG 監測儀的發展。第二代 EPG 監測儀又稱為「直流電監測儀（DC monitor）」或是「DC 系統」，是由 Schaefers（1966）發明，後經荷蘭科學家 Tjallingii (1978) 改良。改良部分包括運算放大器的使用、輸入電源更改為直流電電源、利用法拉第籠（Faraday cages）控制環境干擾訊號、使用 FM 帶狀紀錄器（FM tape recorder）或是高反應帶狀圖記錄器（rapid-response strip chart recorders）以及藉由提高輸入電阻值（如 10^9 Ohms 或 10^{13} Ohms）提高儀器電訊放大器的敏感度（Tjallingii, 1978, 1985b）。除此，Tjallingii 也建立了目前此領域對波形電位組成起源（electrical origin）的理論基礎，目前認為在植物昆蟲界面造成特定波形（連續電位的變動）的因子有二，包括 emf 成分（即生物電位，其英文同義詞則包括 electromotive force, biological voltage 或 biopotential）與 R 成分（即變動電阻, Ra) (Walker, 2000)。以 emf 成分而言，目前所知機制有兩種，第一種為植物細胞膜電位的差異（membrane potential），一般來說膜內電位低於膜外電位，當口針穿刺植物細胞，會造成波形突降至較低電位。因此，可用電位的相對正負值，作為口針位置的判斷依據，例如電位相對為負時，口針位於活體細胞內部；電位偏正時，口針則位於活體細胞的外部；第二種引發生物電位的機制為液流電位 (streaming potential)，液流電位產生的原理為含有電解質的液體，流經薄壁毛細管（thin capillary tube）產生電極分離而造成微小的電位差異，而刺吸式昆蟲的口針就如同微小的管柱，其中液體為流動的電解質液（Walker, 2000)。液流電位會產生固定且規律的波形，其產生方式可能因規律的肌肉收縮及吸食植物汁液所造成（Walker, 2000)，例如控制液體進入前食道的圍食腔擴張肌（cibarial dilator muscles) (Dugravot *et al.*, 2008)。第二代 EPG 監測儀因增加電訊放大器的敏感度，因此可偵測出 R 成分（第一代 EPG 監測儀只能偵測的部分）與 emf 成分，並以波形方式呈現。而釐清每種波形的電位訊號源，對於後續各波形生物意義研究有相當程度的貢獻。

Tjallingii 的另一個重大貢獻是提出電阻/生物電位相對變化理論（theory of R/emf responsive curve) (Tjallingii, 1978, 1985b)。他以圖表方式呈現每個波形之 R/emf 比率與輸入電阻質（從 10^6 到 10^{13} Ω）的關係 (Backus and Bennett, 2009; Backus, *in press*)。基於 Tjallingii 的理論，電位來源只包含 R 成分與 emf 成分，兩者間的比率呈相互變動，當某一成分比率較小時，另一成分的比率較高（Fig. 2)。在較低的輸入電阻值時表現的波形，有較高比率的 emf 成分，也就是該波形的電位來源會著重於 emf 成分；反之，在較高輸入電阻時，波形則會表現較高比率的 R 成分（Backus *et al.*, 2000; Walker, 2000; Backus and Bennett, 2009)。以上所指的「表現」代表監測儀偵測的波形結果，而非該行為產生電壓波動的實際 R 成分與 emf 成分比率，雖然電壓波動本身兩成分的比率理論上是固定的，但藉由調整輸入電阻值，EPG 監測儀能夠改變兩個成分由儀器記錄之波形所表現的比率。Tjallingii 更發現電阻/生物電位相對變化理論所提出之曲線，其位置會隨著被記錄昆蟲體型大小而改變（Fig. 2; 比較蚜蟲、小型葉蟬與大葉蟬亞科（Cicadellinae）的差異)。一般來說當昆蟲體型越大，口針中具有較寬的食物道及唾液道（具有較強的導電能力)，則該曲線會向圖表左方移動（Fig. 2)。因

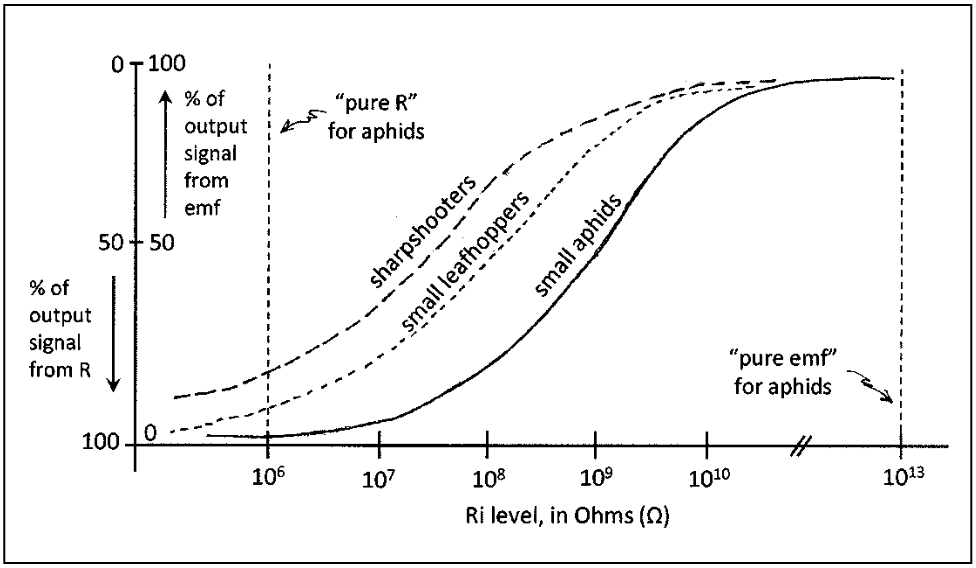

Fig. 2. Theoretical R/emf responsiveness curves for selected example insects. See text for summary, and (Backus and Bennett, 2009) for more detailed explanation of theory. (Reprinted with permission of the American Phytopathological Society.)

此，較低的 Ri 值能在大型的昆蟲（例如大葉蟬亞科成員）取食行為中記錄較完整的emf成分。特定的昆蟲在 R:emf 為 1:1 的 Ri 值之下，由於可以平均記錄到來自兩個電位成分的所有訊息，不會偏重其中一個成分，因此最能夠記錄該行為之所有波形細節。基於該理論 Tjallingii 在第二代 EPG 監測儀中選擇了對於蚜蟲最適當的輸入電阻值 10^9 Ohms。電阻/生物電位相對變化理論也解釋了為何第一代 EPG 監測儀無法記錄蚜蟲取食行為波形中的 emf 成分（Backus and Bennett, 2009），但卻能在較大型的昆蟲（如大葉蟬亞科）記錄到部分 emf 成分（Backus *et al*., 2005）。

在 1990 年代中期之後，幾乎所有使用 EPG 的科學家都放棄傳統的帶狀圖紀錄器，轉而使用電腦化的類比－數位（analog-to-digital）轉換方式記錄儀器訊號，此舉有效的增加第一代及第二代 EPG 監測儀在波形細節保留程度（Reese *et al*., 1994）。同時兩代 EPG 監測儀也逐漸分化，第一代（AC 系統）EPG 監測儀主要被用於較大型的昆蟲，例如葉蟬、飛蝨等頸吻群昆蟲（auchenorrhynchans），第二代（DC 系統）EPG 監測儀則被用於小型的昆蟲，例如蚜蟲、粉蝨以及薊馬或是其他腹吻群昆蟲（sternorrynchans）（Backus, 1994）。這種分化現象直到第一代 EPG 監測儀停產之後（西元 2000 年左右）才結束，自此之後大部分 EPG 研究都以第二代 EPG 監測儀為主。過去的分化現象能用電阻/生物電位相對變化理論來解釋，由於小型昆蟲（如腹吻群昆蟲）所產生的訊號，在輸入電阻較高（10^9 Ohms）的時候，可記錄較完整的電位組成；而大型昆蟲（如頸吻群昆蟲）所產生的訊號，則需在較低的輸入電阻（10^6 Ohms）才能記錄較完整的電位組成。另外，雖然缺乏有力的證據指出可能與

昆蟲承受不同電源的能力有關，但根據過去經驗發現葉蟬在低輸入電阻時，對交流電電源似乎有較高的忍受力，而蚜蟲則對直流電有較高的忍受力 (Backus *unpub. data*)。其實，昆蟲對電流的忍受程度在 EPG 研究至關重要，因為有許多 R 成分為主的波形，需在較高電流 (幾百毫伏特) 及較低輸入電阻 (10^6 Ohms) 的條件下，才能被 EPG 監測儀完整記錄。記錄時，若使用較高電壓，昆蟲一定得具有耐受較大量電流的能力，不同昆蟲似乎在較高電壓與低輸入電阻的條件下，對不同電源 (AC 或 DC) 有不同的耐受程度，此情形很可能與昆蟲取食植物的特性，例如活體細胞內或是活體細胞外有關，此部分將在後續章節討論。

基於以上限制因素，為了增加 EPG 監測儀選擇昆蟲的彈性，Backus 與 Bennett 研發第三代 EPG 監測儀 (稱為 AC-DC 監測儀或 AC-DC 雙系統) (Backus and Bennett, 2009)。第三代 EPG 監測儀提供 6 種輸入電阻予研究人員選擇，包括 10^6, 10^7, 10^8, 10^9, 10^{10} 與 10^{13} Ohms，具有可切換的直流電或交流電之供應電源，同時結合其他當代電子技術，例如儀表運算放大器 (instrumentation-quality op amps) 以及標準化生產的印刷電路板 (printed circuit board)。這些現代的電子技術，可免除諸多老式儀器引發之電壓雜訊 (Backus *et al*., 2000; Backus and Bennett, 2009)。雖然被命名為「AC-DC」，但是第三代 EPG 監測儀與第一代的 AC 系統並不同。第三代的 EPG 監測儀完整的保留了第二代儀器的功能，包括偵測 emf 成分的功能，然而在第三代的改良之下，即便使用交流電 (AC) 為供應電源，也可記錄到 emf 成分，因此也可應用在那些對直流電較敏感的昆蟲種類。舉例來說第三代儀器中之交流電訊號處理系統，已經不使用高通/帶通濾波器 (highpass/bandpass filters)、耦合電容器 (coupling capacitor)、對數放大器 (log amplifier) 以及其他目前已知會消除 emf 成分訊號 的裝置 (Backus *et al*., 2000; Tjallingii, 2000; Backus and Bennett, 2009)。雖然於交流電訊號處理系統中，仍存在整流 (rectification) 的步驟，但儀器中設置的電壓補償裝置 (offset function) 卻能調整電壓值，避免負極走向的電壓訊號經過整流之後，出現疊相失真 (fold-over) 的情況，這個特性使得交流電記錄之訊號，可被正確呈現。此外第三代 EPG 監測儀為目前唯一可調整輸入電阻值的機型，擁有非常精確及細緻的調控面板，相較於前兩代 EPG 監測儀，能夠很精確的調整測試條件，例如輸入電壓值以及訊號放大值，使實驗可具高成度的再現性 (Backus and Bennett, 2009)。

基於以上革新，第三代 EPG 監測儀排除了前兩代所有的缺點，並兼具兩者的優點。研究者因此能夠針對不同的昆蟲將記錄條件調整至最佳化，並利用不同輸入電阻值建立該昆蟲的「波形資料庫 (waveform library)」，也能更精確的分辨波形中 R/emf 成分的比率 (Backus *et al*., 2013; Pearson *et al*., 2014)。

以蚜蟲為例，使用 AC-DC EPG 監測儀時，在不同輸入電源 (直流電或交流電) 的研究結果，並不會產生相異的波形。但如同電阻/生物電位相對變化理論所預測，調整輸入電阻值，可改變波形 (Backus and Bennett, 2009)，此情況符合第三代儀器的設計目的。第三代 EPG 監測儀判別 R/emf 成分的方式，也與第二代相似，利用調整輸入電壓強度，並觀察波形強度變化以及改變輸入電阻值來觀察。

三、EPG 波形之生物意義及研究原理

EPG 波形之生物意義，通常可藉由若干

方法進行定義，包括（1）透過切片技術、顯微鏡觀察或口針切截技術，研究昆蟲口針在植物組織的位置，(2) 藉由透明人工食料，直接觀察蚜蟲取食行為，(3) 分析各個波形的電子訊號特徵（Walker, 2000）。

波形的電子訊號特徵隱含口針位置的訊息，根據不同的輸入電阻值可分為兩類，第一類為反映口針的深度；第二類為反映口針與細胞的相對位置。在低輸入電阻值（依據測試昆蟲種類差異，約在 10^6~10^7 Ω）時，可藉由波形整體上升或下降判別口針在植物組織的深度。進一步而言，在低輸入電阻值條件下，波形整體為正值走向，整個波形整體位置（可稱為其電壓值）隨著口針深度呈現變動（詳見圖示可參考 Backus, *in press*），當口針抽回時波形整體電壓值上升，當口針深入時，波形整體電壓下降（Jiang and Walker, 2001; Backus *et al*., 2005）。由此可知植物組織中的口針深度，其訊號之電位組成，具有很高的 R 成分；在較高輸入電阻值（10^9~10^{13} Ω）時，波形一般含正值走向及負值走向，高輸入電阻值條件下波形電壓值受口針周圍電壓值影響很大，此電壓值的改變，代表口針在植物活體細胞內部或外部的不同電壓值，也就是所謂的生物電位，在電位組成中稱為 emf 成分。負值走向的波形（在 DC 系統文獻中稱為胞內波形 (intracellular) 層次）(Walker, 2000) 代表著植物組織中共質體區域（symplastic place）(也就是活體細胞內部，膜電位受完整細胞膜維持與外界分離，尚未受口針穿刺)。正值走向的波形（或胞外波形（extracellular)）代表植物組織中非原質體區域（也就是細胞間隙、細胞壁中、成熟木質部細胞或被口針影響的活體細胞）(Backus *et al*., 2009; Miranda *et al*., 2009; Pearson *et al*., 2014)。有趣的是在輸入電阻值為 10^8 Ω 時，不同昆蟲或是各別穿刺行為（往往與金絲連接蟲體品質有關）之波形走向，有可能是正值走向，也有可能同時具有正或負值的走向。

另一種具有指標性的波形為 X 波 (Backus *et al*., 2009)。過去 EPG 相關研究發現具有分泌唾液鞘能力的昆蟲，可產生 X 波，這是一種非常複雜、清晰可見與規律重複的波形，具有種間的特異性（McLean and Kinsey, 1967; Backus and Bennett, 2009)。X 波代表昆蟲口針與目標細胞接觸，換句話說，X 波代表在昆蟲偏好的目標細胞中，昆蟲取食行為由路徑階段（pathway phase）轉換到持續取食階段（sustained ingestion phase）的過程。因此。在所有分泌唾液鞘進行取食的昆蟲中，X波可作為昆蟲是否接受寄主植物取食部位的判斷依據，包含下列連續行為：(1) 昆蟲口針嘗試穿刺韌皮部篩管或木質部導管（依照昆蟲種類不同）細胞與接受度，(2) 於該細胞製造一個穩固的取食點，(3) 開始因應植物細胞的抗性因子或取食障礙因素（Backus *et al*., 2009)。以上這些具有種的專一性 X 波形，往昔研究已被記錄的種類，包括取食韌皮部的蚜蟲與角頂葉蟬亞科（Deltocephalinae）昆蟲及取食木質部的大葉蟬亞科昆蟲。

四、EPG 在蚜蟲取食行為及 IPM 研究的應用

自從昆蟲刺探電位圖譜（EPG）發明以來，蚜蟲一直就是研究半翅目昆蟲取食行為的模式生物，此與其擁有較大體型及行動緩慢有關，迄今只要是研究蚜蟲的取食行為，多與 EPG 研究有關。蚜蟲的取食行為可細分為若干連續行為，當蚜蟲接觸植物後，蚜蟲藉由觸角上的化學感覺器偵測植物表面氣味 (Powell and Hardie, 2002)。蚜蟲開始刺探植物組織初期，會持續刺穿植物細胞（Tjallingii, 1985a)，此時蚜蟲會取食少量的植物汁液，接

著植物的汁液會與蚜蟲前圍食腔(precibarium or antecibarium) 的化學感覺毛 (chemosensilla) 接觸，促使蚜蟲決定是否離開植物或持續對植物的維管束組織進行刺探 (Powell *et al*., 2006)。

本文回顧的蚜蟲取食行為研究資料，係來自既有的三型 EPG (指 AC EPG, DC EPG, AC-DC EPG)。已知蚜蟲的取食波形主要包括路徑階段 (pathway phase)、韌皮部階段 (phloem phase) 及木質部階段 (xylem phase)。同時，在路徑階段與韌皮部階段間，尚有一個過渡階段，稱之為「X wave」。路徑階段包含了波形 A, B, C, F 以及 pd (potential drop) (Fig. 3a-d) (Tjallingii, 1978)；韌皮部階段包含波形 E1 以及 E2 (Fig. 3e-h)；木質部階段則包含波形 G (Fig. 3j) (Tjallingii, 1987)。雖然 EPG 的波形可直接由研究人員以目視分類，卻難以明確定義。即便是依據波形相對強度、波形頻率與電壓值予以輔助定義波形特徵，仍缺乏絕對客觀的定義 (Tjallingii, 1978)。迄今所有與蚜蟲有關的 EPG 研究，皆顯示所有蚜蟲具有相似的取食波形，不同行為具有不同的波形，此說明其他害蟲也可將蚜蟲作為 EPG 研究的參考模式，並將結果作為研擬害蟲管理策略的參考。

五、蚜蟲的 EPG 取食波形及其生物學意義

(一) 路徑階段：波形 A, B 及 C

為了成功找到韌皮部，並持續進行取食，蚜蟲以「唾液鞘取食策略 (the salivary sheath strategy of feeding)」(例如可同時分泌凝膠型唾液 (sheath saliva) 及水溶型唾液 (watery saliva))，此種取食策略之口針穿刺行為，大多發生在細胞外，並同時分泌兩種唾液 (Moreno *et al*., 2011)，偶爾也有細胞內穿刺行為的產生 (Fig. 3a) (Pollard, 1973)，一般來說穿刺行為開始的時間多發生在蚜蟲接觸植物 1 分鐘左右 (Powell *et al*., 2006)，口針的穿刺行為會造成 EPG 記錄的電位產生正值電壓突增。在穿刺行為發生之後，波形 A、B 與 C (Fig. 3a, b) 會緊接著發生 (Tjallingii, 1978)，這些波形基本上以固定的順序產生，並組成所謂蚜蟲口針穿刺的「路徑階段」(Tjallingii and Hogen Esch, 1993)。在早期 EPG 文獻中，都是使用緩速的帶狀圖紀錄器 (strip chart recorder)，波形 A、B 與 C 因被壓縮在一起，而被看成單一波形，當時稱為 Salivation 波，因此無法得知在 AC EPG (第一代 EPG) 與較低值電阻的 EPC 監測儀，是否能夠區辨此 3 種波形 (McLean and Kinsey, 1967)。雖然這 3 種波形成因及其行為細節尚未明確，但其對於穩定韌皮部取食的建立非常重要。有關蚜蟲口針在植物組織內部之穿刺路徑及位置的詳細研究，可參考 Tjallingii and Hogen Esch (1993) 的研究報告。

(二) 路徑階段：波形 pd

在路徑階段中，特別是波形 C (占大部分路徑階段)，蚜蟲會沿著口針路徑周圍的細胞，進行多次的細胞內穿刺行為，並以 5~15 秒的波形 pd 呈現 (Fig. 3b, d)。第 1 個波形 pd，最快可在刺探行為開始的 10 秒左右發生，一般多在刺探行為發生後的 1 分鐘出現 (Fig. 3b)。許多研究證據顯示這些電壓突降的短暫波形，與穿刺植物細胞膜有關。例如藉由比較取食植物組織、人工食料或是人工植物細胞懸浮液等實驗，Tjallingii (1985a) 成功的將 pd 波與在活體植物細胞的取食行為進行關聯。除此，一般 pd 波的電壓較 C 波低約 100～180 Mv 左右，此電壓差異正好符合植物細胞膜內外電位差約 -100～-200 mV 以及 E 波形 (當口針位於韌皮部篩管細胞內) 之電位 (詳見後續章節) (Tjallingii, 1982)。基於以上發現，

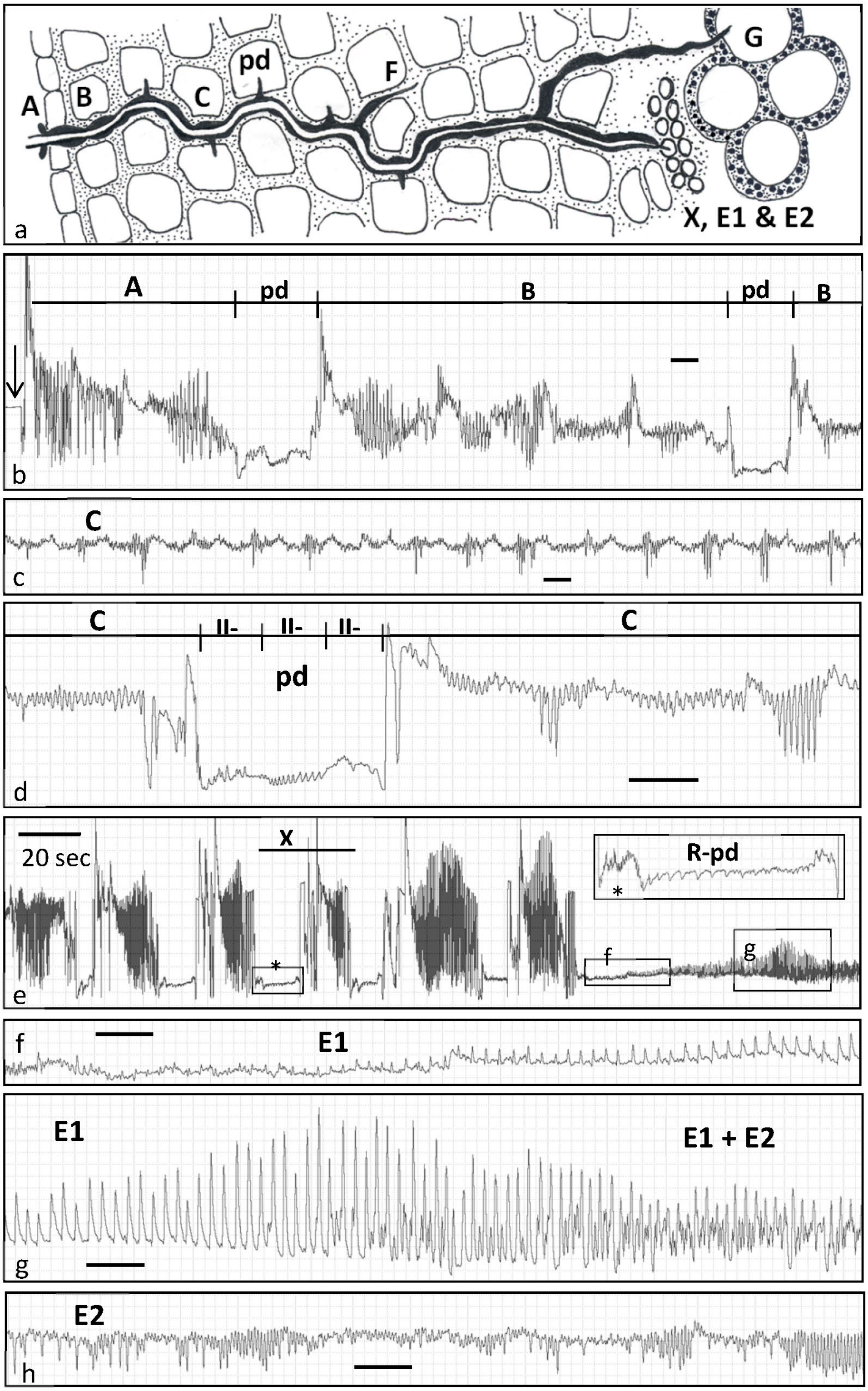
G
pd
F
A
B
C
X, E1 & E2
a
A
pd
B
pd
B
b
C
c
C
II-
II-
II-
C
pd
d
20 sec
X
R-pd
*
*
f
g
e
f
E1
E1
E1 + E2
g
E2
h

Fig. 3. Summaries of typical EPG waveforms (using an AC-DC monitor at Ri 10^9 Ohms) from stylet probing of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. **a.** Drawing of a hypothetical salivary sheath/stylet pathway to xylem and phloem cells with labeled [labelled] portions of the sheath to represent typical locations of the waveforms (letters) recorded during each stage of probing. The sheath is hollow because the stylets were removed during E2, to identify the final sheath branch into a phloem sieve element cell. Filled, abandoned, branches represent stylet derailment during probing (waveform F; not pictured below) and xylem ingestion (waveform G, not pictured below). All scale bars represent 2 sec of recording, unless otherwise stated. **b.** Start of a stylet probe (voltage increase after flat baseline/non-probing; baseline denoted by an arrow). Note that waveform A is quite brief, and that the first intracellular puncture (pd) occurred within the first 30 sec. The two pd's are also noticeably below the baseline level (therefore, negative-going). **c.** Waveform C, much later in pathway; note that its amplitude (Y axis) is shorter than that of either A or B. Amplification of parts b and c is4x. **d.** Short section of waveform C with embedded pd (with pd sub-phases), at twice the amplification (8x) of part c. **e.** Compressed view of 5.5 X waves at the end of pathway in the same probe, prior to E1 then E2. Boxed area of waveform with * is enlarged in the inset box, showing details of sub-phase II of the R-pd. Lettered boxes on waveforms are expanded in the next sections. **f.** Start of E1, with positive-going peaks, showing the evolution of its appearance over time. Amplification of sections f – h is 8x (double that of section e). **g.** Tallest peaks of E1 in transition to E2, during which the E1 and E2 peaks overlap and merge. **h.** E2 alone, much later in the probe. An appearance similar to classical E2 (using the DC monitor), with negative-going peaks, occurs at the beginning of this excerpt near the letter h; other variations in appearance are typical of pea aphid recordings with the AC-DC monitor, probably due to greater sensitivity and rapid response time of modern amplifier electronics.

pd 波被證明是路徑階段過程，口針從細胞之間，刺穿植物細胞及進入細胞內部所造成的電壓下降 (Tjallingii, 1985a)。除了以上的證據外，以組織切片與電子顯微鏡觀察，發現蚜蟲口針鞘所經過的植物組織周圍細胞，有許多被穿刺的情形，此更進一步證實 pd 波與細胞穿刺行為有關 (Tjallingii and Hogen Esch, 1993)。

pd 波可被細分為 3 個次階段：I、II 與 III (Fig. 3d)。次階段 I 為 pd 波電壓的突降區域；次階段 II 為 pd 波電壓持續位於低電位的區域；次階段 III 則為 pd 波電的突升區域，並回到原始的電壓值 (細胞外的電壓值)。次階段 I 以及 III 分別代表口針刺入細胞以及最終抽出口針的過程 (Tjallingii, 1985a)，次階段 II 為相對較複雜的區域，其中又可再細分為次階段 II-1、II-2 與 II-3 (Fig. 3d) (Powell *et al*., 1995)。以傳統方法 (例如口針切截 (stylectomy) 等) 很難觀察蚜蟲口針在發生時間極為短暫 (約 5~15 秒) 的次階段行為，或是在植物組織的停留位置，因此蚜蟲傳播非持續性病毒 (non-persistent viruses) 之特性被轉而用於解釋次階段 II-1、II-2 與 II-3 所發生的行為 (Martin *et al*., 1997)。效法早期使用 AC EPG 監測儀學者 Scheller and Shukle (1986) 的概念，Martin *et al*. (1997) 以兩種「蚜蟲-病毒」組合，分別為 *Aphis gossypii* Glover 與其傳播之 *Cucumber mosaic virus* (CMV) 以及 *Myzus persicae* Sulzer 與其傳播之 *Potato virus Y* (PVY)；在第一部分研究中，以 EPG 記錄不帶毒的蚜蟲被置於帶毒植株上的獲毒過程，並於第一個 pd 波之次階段 II-1、II-2 或 II-3 的後期，人工中止獲毒行為，該蚜蟲隨之被使用於接種試驗。在第二部分的實驗中，以 EPG 記錄帶毒的蚜蟲被置於健康植株上傳毒，並於第一個 pd 波之次階段 II-1、II-2 與 II-3 的後期，人工中止傳毒行為。結果顯示次階段 II-3 與非持續病毒

傳播有最大關聯，很可能代表於植物細胞內取食；次階段 II-1 與傳毒最為相關，很可能代表於植物細胞內分泌唾液。以上研究結果顯示次階段 II-1、II-2 與 II-3 分別代表了植物細胞內唾液分泌、未知行為以及植物細胞內取食 (Martin *et al*., 1997)。Harris and Harris (2001) 隨後提出了假說，認為 II-2 代表取食的汁液由前圍食腔吐回植物的行為。這個假說尚未在蚜蟲中以實驗證明，但在最近已在其他半翅目昆蟲的吐食行為被證實 (Backus *et al*., 2015)。

波形 pd 在高輸入電阻值時能夠完整顯現所有次階段，例如第二代 EPG 監測儀 (DC EPG 系統之輸入電阻值為 10^9 Ohms) 或是第三代 EPG 監測儀 (AC-DC EPG 系統之輸入電阻值則為 10^8 Ohms 或以上)。至於使用第一代 EPG 監測儀 (AC EPG 系統之輸入電阻值為 10^6 Ohms)，雖然無法辨別次階段 II-1、II-2 與 II-3，但次階段 II-2 卻可被偵測 (Reese *et al*., 2000)，次階段 I 與 III 則不能被呈現。在 AC-DC EPG 監測儀可使用不同的 Ri 值來記錄 pd 波，pd 波的深度以及其中次階段的細節，會隨著輸入電阻值的升高 (10^6 至 10^{13} Ohms) 而漸趨增加 (Backus and Bennett, 2009)。這個結果證實了次階段 II 是以 emf 為主成分的波形。

(三) 路徑階段：波形 F

波形 F 是路徑階段較不常見的波形，在蚜蟲取食人工食料的過程從未出現此波形，只在取食植物組織時才會產生。F 波的長度變異很大，從幾分鐘到幾小時，且不會於 E 波之前發生。所有在 Tjallingii (1987) 報告中測試過的蚜蟲都能夠產生這個波形，但波形發生的頻率隨寄主植物種類而異。根據組織切片的觀察，當 F 波產生時，蚜蟲口針位於細胞間隙，周圍的細胞通常有較厚的細胞壁及不明顯的中膠層 (middle lamellae)。以放射性同位素 (radioisotope) 標定取食測試結果，顯示發生 F 波的植物汁液取食量，高出路徑階段 A、B 與 C 波總和的 10 倍以上。基於有限資訊，F 波被推測是蚜蟲試著將口針於狹窄空間中移動過程，口針與特定細胞壁交互作用的結果 (Tjallingii, 1987)，此波形目前被稱為「口針錯位波形 (derailed stylet mechanics)」。AC EPG 研究者將波形 F 定義為「非韌皮部取食行為 (non-phloem ingestion)」，此乃因使用較低輸入電阻值而無法與波形 G (詳見下述) 進行區別。

(四) 波形 X

最早鑑定出 X 波形的 EPG，是使用較低電阻的 AC EPG 監測儀。雖然詳細的行為並不清楚，但以豌豆蚜 (*Acyrthosiphon pisum* (Harris)) 為材料的研究，此波形存在於韌皮部階段之前，且發生率為 100% (McLean and Kinsey 1964, 1967)。Scheller and Shukle (1986) 研究麥長管蚜 (*Sitobion avenae* (F.)) 取食行為報告，利用病毒作為標示因子，精確的將波形 X 與大麥黃矮病毒 (*Barley yellow dwarf virus* (BYDV)) 的傳播作關聯。BYDV 被 *S. avenae* 以持續循環型 (persistent-circulative) 的模式傳播，並侷限感染於韌皮部之中。病毒顆粒經由韌皮部汁液被蚜蟲取食獲得，經過一段時間於蚜蟲體內循環之後，由唾液傳播回植物中 (Sylvester, 1980)。帶毒之蚜蟲被置於健康植株上，以 EPG 監測儀記錄 90 分鐘。結果顯示 X 波為傳毒必要的波形，因此代表口針與韌皮部篩管細胞的接觸以及唾液分泌。單一的 X 波就能造成植物 65% 的感染率，且與 X 波產生時間的長短無關。獲毒以及傳毒的機率，則隨 X 波發生的數量而上升 (Scheller and Shukle, 1986)。

X 波與 pd 波的關聯性，隨著 Reese *et al*.

(2000) 發現 X 波前段為延長的 pd 波之後，逐漸明朗，X 波的後面部分則為一個較長、精細的梳狀 C 波。由於這種較長的波形組成，讓 X 波在早期擁有緩速帶狀圖紀錄器的 AC EPG 監測儀也能被記錄及觀察。R-pd 波的發現則讓X波被瞭解的更為透徹，R-pd波於*A. pisum*, *Brevicoryne brassicae* (L.), *Drepanosiphum platanoidis* (Schrank) 以及 *Periphyllus acericola* (Walker) 等蚜蟲的取食行為研究過程被記錄 (Tjallingii and Gabryś, 1999; Backus and Bennett, 2009)，此特殊的 pd 波為一般 pd 波的延長，具有較長的次階段 II 以及較低的強度 (Fig. 3e)。R-pd 波必定存在於 X 波之中 (Fig. 3e)，因此永遠在 E1 之前出現，相較於幼葉及莖部，在成熟葉或是老葉(*B. brassicae* 較不偏好取食的組織) 有較高的發生機率。基於電子顯微鏡的觀察結果，Tjallingii and Gabrys (1999) 認為 R-pd 波 (同時為 X 波) 是口針重複穿刺單一篩管細胞所造成之波形。蚜蟲的 X 波代表了路徑階段以及韌皮部階段取食行為的轉換過程，雖然 X 波的功能尚未被證實，但該行為很可能類似於其他半翅目昆蟲產生之 X 波，與寄主細胞辨識及接受有很大的關係 (Backus *et al*., 2009)。

(五) 韌皮部階段：波形 E1 與 E2

Kimmins and Tjallingii (1985) 以 DC EPG 監測儀研究獲知韌皮部的穿刺，與波形 D+E (pd) 有關，此名稱在 Tjallingii (1990) 的報告中更名為波形 E1 與 E2。一般來說 E1 波發生於最後一個 X 波之後，E1 波發生一段時間後，而植物又是蚜蟲所偏好者，E2 波將伴隨發生，亦即 E1 與 E2 是規律且重複發生的組合波形 (Fig. 3e-h)。相對於 A、B 和 C 波，E1 與 E2 波的強度較低，E1 與 E2 兩者之間的主要差異為波形模式與電位變化源 (electrical origins)。E1 波是以 emf 為主的波形，E2 波則是以 R 為主的波形，亦即 E2 波強度隨著供應電壓強度而變化，而 E1 波受供應電壓變化的影響則較小 (Tjallingii, 1990)。在發生順序上，E2 波永遠發生在 E1 波之後，雖然 E1 與 E2 波的出現有很強的關連性，但不代表一旦 E1 波產生之後，就會有 E2 波產生 (Prado and Tjallingii, 1994)。由於 AC EPG 監測儀的 Ri 值較低，所以儀器本身無法區分 E1 與 E2 波，經由組織切片的觀察結果，將兩者混合波形稱為「韌皮部取食波形 (phloem ingestion)」，不過以「韌皮部階段 (phloem phase)」稱之更為適當。

E1 與 E2 波在生物學上的意義已被透徹瞭解。使用同位素標定植物汁液以及研究唾液腺肌肉電生理圖譜 (electromyograms (EMG) of salivary pump muscle) 的結果，分別發現取食植物汁液與唾液分泌有關 (Tjallingii, 1978)。在早期的 DC 系統研究報告所指的波形 D (等同於現今所稱的波形 E1 與 E2) 的時間長短，與昆蟲體內獲得的放射性物質呈正相關，且該波形的波動頻率，與電生理圖譜所記錄的蚜蟲唾液腺肌肉收縮頻率相同。利用口針切截技術以及電子顯微鏡的觀察，研究蚜蟲口針於植物組織的位置，例如蚜蟲的口針在產生 E1 與 E2 波 7 分 30 秒之後被截斷，大部分的口針切口會因為韌皮部膨壓關係泌出汁液。電子顯微鏡的觀察也發現在 E1 與 E2 波發生期間，口針位置大多在篩管細胞之中 (Kimmins and Tjallingii, 1985)，此外在篩管細胞中並無唾液鞘存在 (Tjallingii and Hogen Esch, 1993)。

Prado and Tjallingii (1994) 的研究中，藉由重複以及延伸 Scheller and Shukle (1986) 過去的實驗，證明 E1 與 E2 波之行為，代表在韌皮部篩管分泌唾液 (E1)，同時以水溶性唾液進行取食 (E2)。再者，

Prado and Tjallingii (1994) 以稻麥蚜 (*Rhopalosiphum padi* (L.)) 傳播大麥黃矮病毒 (BYDV)，研究取食行為對傳病效率的影響，但不同於 Scheller and Shukle (1986) 的研究，蚜蟲傳毒或是獲毒的行為分別被中止 (自植物上移開取食中的蚜蟲) 於特定波形。結果與 Scheller and Shukle (1986) 的發現有點類似，當 E2 波持續 10 分鐘或以上時會有 58% 獲毒機率，此波形也與獲毒最為相關，E1 波則與病毒傳播最為相關 (Prado and Tjallingii, 1994)。結合兩篇報告的結果可以得知反覆的篩管細胞穿刺 (如 X 波中的 R-pd 波) 以及持續性分泌的水溶性唾液 (如 E1 波) 皆代表了在上述 X 波章節中提到，辨識與接受寄主前蚜蟲複雜的行為模式。

Tjallingii (1994) 發現 *Aphis fabae* Scopoli 自穿刺開始至抵達韌皮部的時間約 45 分鐘，但達到穩定的韌皮部取食，則需耗時 3～4 小時，這些重複穿刺篩管細胞 (如 R-pd 波) 及持續的分泌唾液 (如 E1 波)，顯示在刺吸韌皮部細胞之前存在複雜的行為。E1 波也被發現與寄主植物的接受程度有很大的關係，當蚜蟲的寄主植物存在某些程度的抗性，E1 波的時間往往較長，亦即擁有較長的唾液分泌時間，有時還會伴隨較短的 E2 波，或未伴隨 E2 波的發生 (Nielson and Don, 1974; Niassy *et al*., 1987; Ryan *et al*., 1987; Dixon *et al*., 1990)，以上顯示蚜蟲分泌唾液的潛在機制，或許與抑制寄主韌皮部汁液抗蟲因子有關。

(六) 木質部階段

波形 G 偶爾會在蚜蟲取食人工食料或是植物組織中產生，根據組織切片觀察結果發現該波發生時，蚜蟲口針位於木質部，據此推測 G 波與木質部取食有關。此外藉由飢餓或是乾燥環境處理，蚜蟲都能有效的促發 G 波的產生 (Spiller *et al*., 1990)。Tjallingii (1987) 指出 G 波與 E2 波之間的差異，包括 (1) 波形更加類似正弦曲線；(2) 波形強度較大；(3) 電壓值較高 (G 波具有細胞外電壓值)；(4) 波形較為不規則。蚜蟲就如同多數的韌皮部取食者一樣，多數 EPG 研究報告未顯示蚜蟲可取食木質部汁液 (沒有產生 G 波的紀錄)，但 Powell and Hardie (2002) 指出 *Aphis fabae* 在接觸植物之後，60% 的有翅型個體會取食木質部汁液，但無翅型個體卻未取食木質部汁液，據此推論在蚜蟲的擴散行為中，取食木質部汁液的個體具有演化上的優勢。

六、以 EPG 研究蚜蟲在害蟲整合管理的應用

EPG 除了可鑑定害蟲的取食特性，也被運用在其他具有實務價值的研究，其中以寄主抗性評估的應用研究最多。蚜蟲在感性與抗性寄主品系，或是在寄主與非寄主植物上的 EPG 取食行為特徵，可大幅縮短研究人員有效評估寄主抗性的研究時程 (Nielson and Don, 1974; Lohar and Kawada, 1987; Peters *et al*., 1988; Montllor and Tjallingii, 1989; Annan *et al*., 2000; Wang *et al*., 2004)，也有助於判斷不同抗性因子在植物組織的存在或表現位置 (van Helden and Tjallingii, 1993; Caillaud *et al*., 1995; Kaloshian *et al*., 2000; Zehnder, 2001; Sandanayaka *et al*., 2003; Le Roux *et al*., 2008; Lightle *et al*., 2012; Koch *et al*., 2015)；在農業上，尚可評估殺蟲劑與拒食劑對蚜蟲取食行為的影響 (Holbrook, 1977; Reuter *et al*., 1993; Harrewijn and Kayser, 1997; Abraham and Epperlein, 1999; Kang *et al*., 2012)。蚜蟲同時也是許多蟲媒植物病毒的媒介昆蟲，造成全球性的重大經濟損失，過去也有很多運用 EPG 研究蚜蟲的傳毒行為，例如透過 EPG 定

義蚜蟲取食行為與獲得病毒或接種病毒之間的相互關係 (Hodges and McLean, 1969; Holbrook, 1978; Powell, 1991; Prado and Tjallingii, 1994; Martin *et al*., 1997)，也可以進行帶毒或不帶毒蚜蟲的取食行為差異研究，或是研究蚜蟲在感病或健康植株上的取食行為差異比較 (Ullman *et al*., 1988; Blua and Perring, 1992; Quiroz *et al*., 1992; Boquel *et al*., 2011; Hu *et al*., 2013)。

EPG 研究也可應用在生態學或演化學。蚜蟲與植物之間交互作用的結果，可藉由 EPG 快速與客觀的作出推論，此部分可參見本文已闡述的內容。藉由比較 EPG 的行為差異，可將之應用在蚜蟲的種間或種內交互作用的研究 (Chongrattanameteekul *et al*., 1991; Formusoh *et al*., 1992; Prado and Tjallingii, 1997; Morris and Foster, 2008; Brunissen *et al*., 2009)；同時，利用行為差異除可檢測遺傳變異性，也可檢視蚜蟲寄主專一性、寄主多樣化、同域種化 (sympatric speciation) 以及異域種化 (allopatric speciation) 的相關假說 (Caillaud, 1999; Powell and Hardie, 2000; Funk and Bernays, 2001; Tosh *et al*., 2001, 2003; Halarewicz and Gabryś, 2012; Kordan *et al*., 2012)。

七、EPG 於臺灣蚜蟲應用之研究展望

儘管國際上有關 EPG 的研究發展已超過 50 年，但直到 2014 年臺灣才由農業試驗所應用動物組開始引入 AC-DC EPG 機器，從事葉蟬等刺吸式害蟲取食行為與抗蟲育種之相關研究。蚜蟲為臺灣農業重要害蟲，如同其他蟲媒病原的媒介昆蟲一樣，蚜蟲可傳播許多作物病害，造成嚴重的經濟損失 (Lee, 1986; Bau *et al*., 2004; Deng, 2011)。在臺灣目前田間由蚜蟲傳播的重要植物病毒，包括胡瓜嵌紋病毒 (*Cucumber mosaic virus*)、木瓜輪點病毒西瓜系統 (*Papaya ringspot virus* W strain)、木瓜輪點病毒 (*Papaya ringspot virus*)、馬鈴薯 Y 病毒 (*Potato virus* Y)、蕪菁嵌紋病毒 (*Turnip mosaic virus*)、矮南瓜黃化嵌紋病毒 (*Zucchini yellow mosaic virus*) 與香蕉萎縮病毒 (*Banana bunchy-top virus*) 等 (Deng, 2011; Tsai and Chen, 2011)。多年來專家學者費心尋找防治病害及蚜蟲的有效方法，其中抗蟲或抗病特性的作物品系 (Niassy *et al*., 1987; Li *et al*., 2007; Smith and Boyko, 2007)，較能有效降低田間病毒感染情形，而植物針對這兩者的抗性有時候是同時有效的 (Chen *et al*., 1996)，因此抗性作物品系的選育，普遍被認為可有效控制植物病毒病害，並能減少農業用藥、改善作物品質以及產量。在抗病毒的作物選育上，EPG 可提供一個快速篩選的技術，由於各種蚜蟲所產生的波形相當一致，更有利於不同作物不同蚜蟲的篩選。在臺灣田間主要的蚜蟲傳播病毒病害大多屬於非持續型傳播 (陳，2006)，傳播的行為能快速的在蚜蟲與植物接觸後發生，因此 EPG 研究主要可針對抑制蚜蟲穿刺行為前期 (例如口針穿刺路徑階段) 的植物表面抗性因子，進行作物品系篩選。

除了抗性作物選育之外，農藥對於蚜蟲行為的影響也能藉由 EPG 來偵測，並藉此瞭解各種農藥在蚜蟲防治以及防止病毒傳播的潛力以及效果。雖然在臺灣有許多主要病媒蚜蟲已被人研究，但蚜蟲的病毒傳播行為從未使用 EPG 做精準的分析。

EPG 技術不僅可為臺灣從事刺吸式口器害蟲的基礎生物、取食行為鑑定及生態學，提供一個新技術，也可應用在農業上的抗蟲育種與抗藥性檢測，更能應用在氣候變遷下，二氧化碳及臭氧濃度提高對此類害蟲取食行為及

生物學的影響研究。

八、引入 EPG 從事臺灣農業害蟲的規劃及後續研究展望

本文通訊作者多年來與藥試所蘇秋竹博士合作研究臺灣葡萄皮爾斯病媒介昆蟲之傳病效率與取食行為，當時認為若能引入 EPG 至臺灣，將可大幅縮短傳病驗證與寄主植物確認的研究時程，可節省龐大的研究人力與時間。為此，本文通訊作者與農委會動植物防檢疫局植防組陳保良科長及蔡偉皇技正 (現轉任農委會科技處)，自 2010 年始盤點我國農作物蟲媒植物病原原核生物的研究缺口，並由防檢局與農試所在 2011 年辦理「農作物害蟲及其媒介病害整合防治技術研討會」，以盤點臺灣在此領域的既有研究成果及缺口，其中需由國外引入之關鍵研究技術，則列為研提農委會國際合作領域動植物防檢疫推動小組的課題。因此，自 2012~2015 年期間，由農委會各試驗場所派遣專家至國外學習新技術，或邀請國際學者來台辦理專業訓練班，期望藉由強化此領域的研究基礎，進而可開發解決產業的應用研究。其中，引入昆蟲刺探電位圖譜監測儀 (EPG) 及辦理訓練班，即為國際合作的重點。

有鑑於此，農業試驗所在 2014 年由通訊作者，至美國農部加州帕里爾市經瓦金谷農業研究中心 (San Joaquin Valley Agricultural Sciences Center, Parlier, CA, USDA /ARS)，在 AC-DC EPG (即第 3 代昆蟲刺探電位圖譜監測儀) 發明者 Dr. Elaine A. Backus 的指導下，學習 AC-DC EPG 之操作與分析技術，盼能將此技術與儀器引入臺灣，應用在媒介昆蟲防治的相關研究，同時也可協助作物育種專家縮短抗蟲育種時程；同年農試所應用動物組也完成 AC-DC EPG 監測儀的購置。並於 2015 年 2 月 25 日至 3 月 19 日，透過自辦計畫編列經費邀請 Dr. Elaine A. Backus 至農試所辦理「2015 年昆蟲刺探電位圖譜儀之操作與分析技術專題討論會」，藉此將此技術推廣至農委會各試驗場所與相關大學。同年，藥試所黃莉欣博士透過國際合作計畫，於 104 年 4 月 14-16 日邀請美國加州大學河濱分校 Professor Gregroy P. Walker 至藥試所，針對 DC EPG，辦理「昆蟲刺探電位測量系統 (Electric Penetration Graph, EPG) 研習會」，這兩個訓練班是臺灣首次密集辦理兩類型 EPG 監測儀專業訓練的開始。

本文係由 Dr. E. A. Backus 與通訊作者，為感謝國立臺灣大學昆蟲學系吳文哲教授長期以來，支持昆蟲界研究學者所研提的國際合作計畫。本文作者群藉由吳教授榮退前，共同撰寫華人首篇完整回顧三代 EPG 監測儀原理及其在蚜蟲的研究回顧報告，盼提供臺灣與中國學者未來在 EPG 的應用研究，可更為深入，為提升兩岸農業產值各自奉獻心力及橫向合作。

誌　謝

本文感謝臺灣大學吳文哲教授、屏東科技大學張念台教授、動植物防疫檢疫局陳保良科長、農委會陳昌岑技正及蔡偉皇技正等先進，長期以來大力支持國際合作領域的病蟲害各個子項計畫。除此，通訊作者也感謝農試所應用動物組高靜華組長與張淑貞助理研究員，支持部分經費購置 AC-DC EPG。最後，本文通訊作者感謝應用動物組同仁過去幾年，協同辦理國內外研討會，對於盤點國內研究缺口與引入國外新技術，有重大貢獻；另感謝藥試所黃莉欣博士與臺灣大學昆蟲學系蔡志偉博士，邀請國外專家來台辦理 EPG 相關訓練班與演講，嘉惠農業研究學者。

引用文獻

陳慶忠。2006。防疫檢疫重要植物病毒之媒介昆蟲與傳毒原理。植物重要防疫檢疫害蟲診斷鑑定研習會專刊 6：21-72。

Abraham K, Epperlein K. 1999. Influence of imidacloprid after seed-treatment of maize on the sucking behavior of the bird-cherry aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) and on the transmission of BYDV using electrical penetration graph technique in laboratory investigations. Gesunde Pflanzen 51: 90-94.

Almeida RPP, Purcell AH. 2006. Patterns of *Xylella fastidiosa* colonization on the precibarium of sharpshooter vectors relative to transmission to plants. Ann Entomol Soc Am 99: 884-890.

Annan IB, Ward M, Tingey WM, Schaefers GA, Tjallngil WF, Backus EA, Saxena KN. 2000. Stylet penetration activities by *Aphis craccivora* (Homoptera: Aphididae) on plants and excised plant parts of resistant and susceptible cultivars of cowpea (Leguminosae). Ann Entomol Soc Am 93: 133-140.

Backus EA. 1994. History, development, and applications of the AC electronic monitoring system for insect feeding. pp 1-51. In:Ellsbury MM, Backus EA, Ullman DE (eds). History, Development, and Application of AC Electronic Insect Feeding Monitors. Entomological Society of America, Lanham, MD.

Backus EA. *in press*. Sharpshooter feeding behavior in relation to transmission of *Xylella fastidiosa*: A model for foregut-borne transmission mechanisms. pp. In:BrownJK (ed). Vector-Mediated Transmission of Plant Pathogens. American Phytopathological Society.

Backus EA, Bennett WH. 2009. The AC-DC correlation monitor: New EPG design with flexible input resistors to detect both R and emf components for any piercing-sucking hemipteran. J Insect Physiol 55: 869-884.

Backus EA, Devaney MJ, Bennett WH. 2000. Comparison of signal processing circuits among seven AC electronic monitoring systems for their effects on the emf and R components of aphid (Homoptera: Aphididae) waveforms. pp 102-143. In:Walker GP, Backus EA (eds). Principles and Applications of Electronic Monitoring and Other Techniques in the Study of Homopteran Feeding Behavior. Entomological Society of America, Lanham, MD.

Backus EA, Habibi J, Yan F, Ellersieck M. 2005. Stylet penetration by adult *Homalodisca coagulata* on grape: Electrical penetration graph waveform characterization, tissue correlation, and possible implications for transmission of *Xylella fastidiosa*. Ann Entomol Soc Am 98: 787-813.

Backus EA, Holmes WJ, Schreiber F, Reardon BJ, Walker GP. 2009. Sharpshooter X wave: Correlation of an electrical penetration graph waveform

with xylem penetration supports a hypothesized mechanism for *Xylella fastidiosa* inoculation. Ann Entomol Soc Am 102: 847-867.

Backus EA, Rangasamy M, Stamm M, McAuslane HJ, Cherry R. 2013. Waveform library for chinch bugs (Hemiptera: Heteroptera: Blissidae): characterization of electrical penetration graph waveforms at multiple input impedances. Ann Entomol Soc Am 106: 524-539.

Backus EA, Shugart HJ, Rogers EE, Morgan JK, Shatters R. 2015. Direct evidence of egestion and salivation of *Xylella fastidiosa* suggests sharpshooters can be "flying syringes". Phytopathology 105: 608-620.

Bau HJ, Cheng YH, Yu TA, Yang JS, Liou PC, Hsiao CH, Lin CY, Yeh SD. 2004. Field evaluation of transgenic papaya lines carrying the coat protein gene of papaya ringspot virus in Taiwan. Plant Dis 88: 594-599.

Blua MJ, Perring TM. 1992. Effects of zucchini yellow mosaic virus on colonization and feeding behavior of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) alatae. Environ Entomo 21: 578-585.

Boquel S, Giordanengo P, Ameline A. 2011. Divergent effects of PVY-infected potato plant on aphids. European J Plant Pathol129: 507-510.

Boquel S, Delayen C, Couty A, Giordanengo P, Ameline A. 2012. Modulation of aphid vector activity by potato virus y on in vitro potato plants. Plant Dis 96: 82-86.

Brunissen L, Cherqui A, Pelletier Y, Vincent C, Giordanengo P. 2009. Host-plant mediated interactions between two aphid species. Entomol Exp Appl 132: 30-38.

Caillaud CM. 1999. Behavioural correlates of genetic divergence due to host specialization in the pea aphid, *Acrythosiphon pisum*. Entomol Exp Appl 91: 227-232.

Caillaud CM, Pierre JS, Chaubet B, Di Pietro JP. 1995. Analysis of wheat resistance to the cereal aphid *Sitobion avenae* using electrical penetration graphs and flow charts combined with correspondence analysis. Entomol Exp Appl 75: 9-18.

Chen JQ, Delobel B, Rahbé Y, Sauvion N. 1996. Biological and chemical characteristics of a genetic resistance of melon to the melon aphid. Entomol Exp Appl 80: 250-253.

Chongrattanameteekul W, Foster JE, Shukle RH, Araya JE. 1991. Feeding behavior of *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Sitobion avenae* (F.) (Hom., Aphididae) on wheat as affected by conspecific and interspecific interactions. J Appl Entomol 111: 361-364.

Deng TC. 2011. Evolutionary change of trends in prevalence of cucurbits-infecting viruses in Taiwan, 1981-2011. In: Shih HT, Chang CJ (eds). Proceedings of the Symposium on

Integrated Management Technology of Insect Vectors and Insect-Borne Diseases. Special Publication of TARI No. 152. pp 147-163.

Dixon AGO, Bramel-Cox PJ, Reese JC. 1990. Feeding behavior of biotype E greenbug (Homoptera: Aphididae) and its relationship to resistance in sorghum. J Econ Entomol 83: 241-246.

Dugravot S, Backus EA, Reardon BJ, Miller TA. 2008. Correlations of cibarial muscle activities of *Homalodisca* spp. sharpshooters (Hemiptera: Cicadellidae) with EPG ingestion waveform and excretion. J Insect Physiol 54: 1467-1478.

Formusoh ES, Wilde GE, Reese JC. 1992. Reproduction and feeding behavior of greenbug biotype E (Homoptera: Aphididae) on wheat previously fed upon by aphids. J Econ Entomol 85: 789-793.

Funk DJ, Bernays EA. 2001. Geographic variation in host specificity reveals host range evolution in *Uroleucon ambrosiae* aphids. Ecology 82: 726-739.

Halarewicz A, Gabryś B. 2012. Did the evolutionary transition of aphids from angiosperm to non-spermatophyte vascular plants have any effect on probing behaviour? Bull Insectol 65: 77-80.

Harrewijn P, Kayser H. 1997. Pymetrozine, a fast-acting and selective inhibitor of aphid feeding. In-situ studies with electronic monitoring of feeding behaviour. Pestic Sci 49: 130-140.

Harris KF, Harris LJ. 2001. Ingestion-egestion theory of cuticula-borne virus transmission. pp 111-132. In: Harris KF, Smith OP, Duffus JE (eds). Virus-Insect-Plant Interactions. Academic Press, New York.

Hodges LR, McLean DL. 1969. Correlation of transmission of bean yellow mosaic virus with salivation activity of *Acyrthosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). Ann Entomol Soci Am 62: 1398-1401.

Holbrook FR. 1977. Aldicarb and thiofanox: effect on the feeding activity of green peach aphids. J Econ Entomol 70: 742-744.

Holbrook FR. 1978. Transmission of potato leaf roll virus by the green peach aphid. Ann Entomol Soc Am 71: 830-831(832).

Hu Z, Zhao H, Thieme T. 2013. Modification of non-vector aphid feeding behavior on virusinfected host plant. J Insect Sci 13: 28.

Jiang YX, Walker GP. 2001. Pathway phase waveform characteristics correlated with length and rate of stylet advancement and partial stylet withdrawal in AC electrical penetration graphs of adult whiteflies. EntomolExp Appl 101: 233-246.

Kaloshian I, Kinsey MG, Williamson VM, Ullman DE. 2000. Mi-mediated resistance against the potato aphid

Macrosiphum euphorbiae (Hemiptera: Aphididae) limits sieve element ingestion. Environ Entomol29: 690-695.

Kang MA, Seo MJ, Hwang IC, Jang C, Park HJ, Yu YM, Youn YN. 2012. Insecticidal activity and feeding behavior of the green peach aphid, *Myzus persicae*, after treatment with nano types of pyrifluquinazon. J Asia-Pacif Entomol15: 533-541.

Kimmins FM, Tjallingii WF. 1985. Ultrastructure of sieve element penetration by aphid stylets during electrical recording. Entomol Exp Appl 39: 135-141.

Koch KG, Palmer N, Stamm M, Bradshaw JD, Blankenship E, Baird LM, Sarath G, Heng-Moss TM. 2015. Characterization of greenbug feeding behavior and aphid (Hemiptera: Aphididae) host preference in relation to resistant and susceptible tetraploid switchgrass populations. Bioenergy Res 8: 165-174.

Kordan B, Dancewicz K, Wróblewska A, Gabryś B. 2012. Intraspecific variation in alkaloid profile of four lupine species with implications for the pea aphid probing behaviour. Phytochem Lett 5: 71-77.

Le Roux V, Dugravot S, Campan E, Dubois F, Vincent C, Giordanengo P. 2008. Wild *Solanum* resistance to aphids: Antixenosis or antibiosis? J Econ Entomol 101: 584-591.

Lee H. 1986. Seasonal occurrence of the important insect pests on cabbage in southern Taiwan. J Agric Res China 35: 530-542.

Leopold RA, Freeman TP, Buckner JS, Nelson DR. 2003. Mouthpart morphology and stylet penetration of host plants by the glassy-winged sharpshooter, *Homalodisca coagulata*, (Homoptera: Cicadellidae). Arthropod Struct Dev 32: 189-199.

Li Y, Hill C, Carlson S, Diers B, Hartman G. 2007. Soybean aphid resistance genes in the soybean cultivars Dowling and Jackson map to linkage group M. Mol Breed 19: 25-34.

Lightle DM, Dossett M, Backus EA, Lee JC. 2012. Location of the mechanism of resistance to *Amphorophora agathonica* (Hemiptera: Aphididae) in red raspberry. J Econ Entomol 105: 1465-1470.

Lohar MK, Kawada K. 1987. Probing behaviour of the aphid, *Schizaphis graminum* (Rondani), *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) and *Longiunguis sacchari* (Zehntner) on resistant and susceptible sorghum plants. Ber Ohara Inst Iandw Biol Okayama Univ 19: 137-144.

Martin B, Collar JL, Tjallingii WF, Fereres A. 1997. Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause the acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses. J Gen Virol 78: 2701-2705.

McLean DL, Kinsey MG. 1964. A technique for electronically recording aphid feeding and salivation. Nature 202: 1358-1359.

McLean DL, Kinsey MG. 1967. Probing behavior of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. I. Definitive correlation of electronically recorded waveforms with aphid probing activities. Ann Entomol Soc Am 60: 400-405.

McLean DL, Weigt WA, Jr. 1968. An electronic measuring system to record aphid salivation and ingestion. Ann Entomol Soc Am 61: 180-185.

Miranda MP, Fereres A, Appezzato-Da-Gloria B, Lopes JRS. 2009. Characterization of electrical penetration graphs of *Bucephalogonia xanthophis*, a vector of *Xylella fastidiosa* in citrus. Entomol Exp Appl 130: 35-46.

Montllor CB, Tjallingii WF. 1989. Stylet penetration by two aphid species on susceptible and resistant lettuce. Entomol Exp Appl 52: 103-111.

Moreno A, Garzo E, Fernandez-Mata G, Kassem M, Aranda MA, Fereres A. 2011. Aphids secrete watery saliva into plant tissues from the onset of stylet penetration. Entomol Exp Appl 139: 145-153.

Morris G, Foster WA. 2008. Duelling aphids: Electrical penetration graphs reveal the value of fighting for a feeding site. J Exp Biol 211: 1490-1494.

Niassy A, Ryan JD, Peters DC. 1987. Variations in feeding behavior, fecundity, and damage of biotypes B and E of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) on three wheat genotypes. Environ Entomol 16: 1163-1168.

Nielson MW, Don H. 1974. Probing behavior of biotypes of the spotted alfalfa aphid on resistant and susceptible alfalfa clones. Entomol Exp Appl 17: 477-486.

Pearson CC, Backus EA, Shugart HJ, Munyaneza JE. 2014. Characterization and correlation of EPG waveforms of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae): Variability in waveform appearance in relation to applied signal. Ann Entomol Soc Am 107: 650-666.

Peters DC, Kerns D, Puterka GJ, McNew R. 1988. Feeding behavior, development, and damage by biotypes B, C, and E of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) on 'Wintermalt' and 'Post' barley. Environ Entomol 17: 503-507.

Pollard DG. 1973. Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera, Aphidoidea): a review. Bull Entomol Res 62: 631-714.

Powell G. 1991. Cell membrane punctures during epidermal penetrations by aphids: consequences for the transmission of two potyviruses. Ann Appl Biol 119: 313-321.

Powell G, Hardie J. 2000. Host-selection behaviour by genetically identical aphids with different plant preferences. Physiol Entomol 25: 54-62.

Powell G, Hardie J. 2002. Xylem ingestion by winged aphids. Entomol Exp Appl 104: 103-108.

Powell G, Pirone T, Hardie J. 1995. Aphid stylet activities during potyvirus acquisition from plants and an in vitro system that correlate with subsequent transmission. Eur J Plant Pathol 101: 411-420.

Powell G, Tosh CR, Hardie J. 2006. Host plant selection by aphids: Behavioral, evolutionary, and applied perspectives. Annu Rev Entomol 51: 309-330.

Prado E, Tjallingii WF. 1994. Aphid activities during sieve element punctures. Entomol Exp Appl 72: 157-165.

Prado E, Tjallingii WF. 1997. Effects of previous plant infestation on sieve element acceptance by two aphids. Entomol Exp Appl 82: 189-200.

Purcell AH, Finlay AH, McLean DL. 1979. Pierce's disease bacterium: mechanism of transmission by leafhopper vectors. Science 206: 839-841.

Quiroz C, Lister RM, Shukle RH, Araya JE, Foster JE. 1992. Selection of symptom variants from the NY-MAV strain of barley yellow dwarf virus and their effects on the feeding behavior of the vector *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae). Environ Entomol 21: 376-381.

Reese J, Tjallingii WF, Van Helden M, Prado E. 2000. Waveform comparisons among AC and DC electronic monitoring systems for aphid (Homoptera: Aphididae) feeding behavior. pp 70-101. In: Walker GP, Backus EA (eds). Principles and Applications of Electronic Monitoring and Other Techniques in the Study of Homopteran Feeding Behavior. Entomological Society of America, Lanham, MD.

Reese JC, Margolies DC, Backus EA, Noyes S, Bramel-Cox P, Dixon AGO. 1994. Characterization of aphid host plant resistance and feeding behavior through use of a computerized insect feeding monitor. pp 52-72. In: Ellsbury MM, Backus EA, Ullman DE. (eds). History, Development, and Application of AC Electronic Insect Feeding Monitors. Entomological Society of America, Lanham, MD.

Reuter LL, Toscano NC, Perring TM. 1993. Modification of feeding behavior of *Myzus persicae* (Homoptera, Aphididae) by selected compounds. Environ Entomol 22: 915-919.

Ryan JD, Dorschner KW, Girma M, Johnson RC, Eikenbary RD. 1987. Feeding behavior, fecundity, and honeydew production of two biotypes of greenbug (Homoptera: Aphididae) on resistant and susceptible wheat. Environ Entomol 16: 757-763.

Sandanayaka WRM, Bus VGM, Connolly P, Newcomb R. 2003. Characteristics associated with woolly apple aphid *Eriosoma lanigerum*, resistance of three apple rootstocks. Entomol Exp Appl 109: 63-72.

Schaefers GA. 1966. The use of direct current for electronically recording aphid feeding and salivation. Ann Entomol Soc Am 59: 1022-1024.

Scheller HV, Shukle RH. 1986. Feeding behavior and transmission of barley yellow dwarf virus by *Sitobion avenae* on oats. Entomol Exp Appl 40: 189-195.

Smith CM, Boyko EV. 2007. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. Entomol Exp Appl 122: 1-16.

Spiller N, Koenders L, Tjallingii W. 1990. Xylem ingestion by aphids–a strategy for maintaining water balance. Entomol Exp Appl 55: 101-104.

Sylvester E. 1980. Circulative and propagative virus transmission by aphids. Annu Rev Entomol 25: 257-286.

Tjallingii WF. 1978. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. Entomol Exp Appl 24: 721-730.

Tjallingii WF. 1982. Electrical recording of aphid penetration. pp 409-410. In: Visser JH,MinksAK (eds). Proceedings of the 5th International Symposium on Insect-Plant Relationships. Centre for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen.

Tjallingii WF. 1985a. Membrane potentials as an indication for plant cell penetration by aphid stylets. Entomol Exp Appl 38: 187-193.

Tjallingii WF. 1985b. Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids. Entomol Exp Appl 38: 177-186.

Tjallingii WF. 1987. Stylet penetration activities by aphids: new correlations with electrical penetration graphs. pp 301-306. In: Labeyrie V, Fabres G, Lachaise D (eds). Proceedings of the 6th International Symposium on Insect-Plant Relationships. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

Tjallingii WF. 1990. Continuous recording of stylet penetration activities by aphids. pp 89-99. In: Campbell RK., Eikenbary RD (eds). Aphid-plant genotype interactions. Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam.

Tjallingii WF. 1994. Sieve element acceptance by aphids. Eur J Entomol 91: 47-52.

Tjallingii WF. 2000. Comparison of AC and DC systems for electronic monitoring of stylet penetration activities by homopterans. pp 41-69. In: Walker GP, Backus EA (eds). Principles and Applications of Electronic Monitoring and Other Techniques in the Study of Homopteran Feeding Behavior. Entomological Society of America.

Tjallingii WF, Hogen Esch T. 1993. Fine

structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. Physiol Entomol 18: 317-328.

Tjallingii WF, Gabryś B. 1999. Anomalous stylet punctures of phloem sieve elements by aphids. Entomol Exp Appl 91: 97-103.

Tosh CR, Walters KFA, Douglas AE. 2001. On the mechanistic basis of plant affiliation in the black bean aphid (*Aphis fabae*) species complex. Entomol Exp Appl 99: 121-125.

Tosh CR, Powell G, Hardie J. 2003. Decision making by generalist and specialist aphids with the same genotype. J Insect Physiol49: 659-669.

Tsai CW, Chen WT. 2011. Control strategies of important aphids that transmit viral diseases of crops. Proceedings of the Symposium on Integrated Management Technology of Insect Vectors and Insect-Borne Diseases. pp 183-191.

Ullman DE, Qualset CO, McLean DL. 1988. Feeding responses of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphidae) to barley yellow dwarf virus resistant and susceptible barley varieties. Environ Entomol 17: 988-991.

van Helden M, Tjallingii WF. 1993. Tissue localisation of lettuce resistance to the aphid *Nasonovia ribisnigri* using electrical penetration graphs. Entomol Exp Appl 68: 269-278.

Walker GP. 2000. A beginner's guide to electronic monitoring of homopteran probing behavior. pp 14-40. In:Walker GP, Backus EA (eds). Principles and Applications of Electronic Monitoring and Other Techniques in the Study of Homopteran Feeding Behavior. Entomological Society of America.

Wang YM, Zhang PF, Chen JQ. 2004. Host-preference biotypes of the cotton aphid, *Aphis gossypii*Glover and the behavioral mechanism in their formation. Acta Entomol Sin 47: 760-767.

Zehnder GW, Nichols, A. J., Edwards, O. R., Ridsdill-Smith, T. J. 2001. Electronically monitored cowpea aphid feeding behavior on resistant and susceptible lupins. EntomolExpAppl 98: 259-269.

Electropenetrography: A New Diagnostic Technology for Study of Feeding Behavior of Piercing-sucking Insects

Elaine A. Backus[1], Po-An Lin[2], Chung-Jan Chang[3, 4], and Hsien-TzungShih[2*]

[1] USDA Agricultural Research Service, San Joaquin Valley Agricultural Sciences Center, 9611 So. Riverbend Ave, Parlier, CA 93648 U.S.A.

[2] Taiwan Agricultural Research Institute, Applied Zoology Division, 189 Chung-Cheng Rd., Wufeng, Taichung 413, Taiwan, R.O.C.

[3] Department of Plant Pathology, University of Georgia, Griffin Campus, Georgia, U.S.A.

[4] Department of Plant Pathology, National Chung Hsing University, Taichung 402, Taiwan

ABSTRACT

Studying the feeding, plant damage, and transmission (i.e. acquisition, retention, and inoculation) of plant pathogens caused by hemipteran insect pests has always been a challenge. This is primarily because their specialized, piercing-sucking mouthparts, the stylets, perform probing/penetrating action into opaque plant tissues in which the stylets cannot be directly visualized. This challenge was overcome by a technological revolution over 50 years ago; the invention of electropenetrography, or electrical penetration graph (EPG) monitoring, the most rigorous method to identify feeding behaviors of hemipteran crop pests. Today, EPG is used in three main areas for the development of novel integrated pest management (IPM) tactics for hemipteran pests. Firstly, in cases where the fundamental mechanisms of feeding damage or transmission of a plant pathogen are unknown, EPG is instrumental in identifying such mechanisms. Secondly, once the feeding-related causes of damage or pathogen transmission are understood, EPG can be used to demonstrate the effects of insecticides, antifeedants, or other chemical compounds on specific feeding behaviors responsible for the damage or transmission. Thirdly, EPG can similarly identify the effects of resistant vs. susceptible varieties of crop plants, including transgenic plants genetically engineered to express biopesticides. The purpose of this paper is to review: 1) principles and history of EPG, especially development of the new and improved, third-generation AC-DC monitor, 2) what waveforms and types of information can be gained via EPG, using aphid pests as a model system, and 3) how EPG can be applied to the special needs of Taiwanese agriculture, especially for some species of aphids of economic significance in Taiwan. For the first time in print, our review describes and discusses in details the information of all three types of EPG monitors used for researches on aphids.

Key words: electrical penetration graph (EPG), Hemiptera, feeding behavior

* Corresponding email: htshih@tari.gov.tw